AUFNAHME, VERARBEITUNG UND TRANSPORT DER ZUCKER IM BLATTGEWEBE

von

TH. WEEVERS.

Schon seit den Untersuchungen Boehms [1]) ist es eine bekannte Tatsache, dass auf Zuckerlösungen schwimmende, grüne Blätter im Dunkeln Stärke bilden können. Zahlreiche Forscher: Meyer [2]), Hansteen [3]), Lidfors [4]), Ruhland [5]) u.a. haben sich mit diesem Gegenstand beschäftigt, studierten denselben jedoch hauptsächlich in qualitativer Hinsicht. Welche Zuckerart und Zuckerkonzentration am meisten zur Stärkebildung geeignet sei, war die Frage, die sie sich stellten. Wie schnell und in welcher Quantität der Zucker vom lebenden Gewebe aufgenommen wird, war jedoch fast nie die Frage. Dennoch wäre dieses Studium vielleicht das geeignetste zur Lösung der Permeabilitätsfrage: liegt ja doch unverkennbar ein gewisser Gegensatz zwischen der angeblichen Impermeabilität des Protoplasmas für Zucker und der schnellen Stärkebildung in Zuckerlösungen vor.

1) Boehm J. Ueber Stärkebildung aus Zucker. Botanische Zeitung Bd. 41 1883.

2) Meyer A. Bildung der Stärkekörner in den Laubblättern aus Zuckerarten, Mannit oder Glycerin. Botanische Zeitung Bd. 44 1886.

3) Hansteen Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft 1896.

4) Lidforss B. Botan. Centralblatt Bd. 68 1896.

5) Ruhland W. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik Bd. 50 1911.

Vor einigen Jahren hat Tollenaar[1]) eine Arbeit über dieses Thema veröffentlicht in welcher eine Lösung der Frage mit quantitativen Methoden angestrebt wird. Er arbeitete hauptsächlich mit Tabaksblättern und konstatierte, dass in entstärkten, auf Zuckerlösungen schwimmenden Blättern Stärkebildung schnell und reichlich erfolgen kann, es sei denn, dass die Lösungen so konzentriert sind, dass Plasmolyse die Stärkebildung hemmt. Tollenaar schliesst aus seinen Ergebnissen, dass grosse Zuckerquantitäten in das Blattgewebe hineinpermeieren, jedoch nur sehr wenig dieser Zucker in der ursprünglichen Form zurückzufinden sei. Etwa die Hälfte soll bei den hypotonischen Lösungen als Stärke zurückzufinden sein, der Rest jedoch durchaus nicht als Kohlenhydrate sondern als Gerbstoffe oder möglichst auch als organische Säuren anwesend sein.

Diese merkwürdige Folgerung hat bisjetzt noch keinen Widerspruch erfahren, obschon wie aus folgendem hervorgehen wird, sie durchaus nicht aus den Ergebnissen Tollenaars zu schliessen ist; die Folgerung ist lediglich das Resultat der Benutzung einer fehlerhaften Vergleichskonstante. Sowie umständlich in der Arbeit von C. A. Gouwentak[2]) dargelegt worden, kann das Frischgewicht nie eine gute Vergleichskonstante bilden, wo es gilt, die quantitativen Aenderungen, die die Assimilate während einer bestimmten Zeit im Blatte erleiden, festzustellen. Insbesondere hat dies Gültigkeit für die Versuche Tollenaars, weil dieser Autor die Blatthälften einige Tage in Zuckerlösungen stellte, die wenn sie nicht plasmolysierend wirkten, dennoch die Wasseraufnahme sehr beeinträchtigen müssten.

Greifen wir zum Beweis dieser Behauptung einen Versuch Tollenaars heraus: Die Kontrollhälften standen 2 Tage

---

[1]) Tollenaar D. Omzettingen van koolhydraten in het blad van Nicotiana Tabacum L. Diss. Wageningen 1925.

[2]) Gouwentak C. A. Rec. des travaux bot. néerlandais 1929.

auf Wasser [1]) und hatten auf 10 g. Frischgewicht ein Trockengewicht von 448 mg., sie enthielten blosz 2 mg. Zucker (als Glukose berechnet) und gar keine Stärke. Die Versuchsblätter, die 2 Tage auf 7,5 % Glukoselösung gestanden hatten, ergaben ein Trockengewicht von 790 mg., also fast das Doppelte (342 mg. mehr) und enthielten 22 mg. Zucker (als Glukose berechnet) und 114 mg Stärke. Aus diesen Daten schliesst Tollenaar, dass pro 10 g. Frischgewicht 342 mg. Zucker aufgenommen, jedoch blosz 20 mg. als Zucker, 114 mg. als Stärke zurückzufinden sei, der Rest, 108 mg. soll Gerbstoff oder organische Säure sein.

Diese Folgerung ist jedoch völlig falsch, denn sie stützt sich auf die unzulässige Annahme, dass 10 g. Frischgewicht der auf Zuckerlösung stehenden Versuchsblätter, 10 g. Frischgewicht der auf Wasser stehenden Kontrollblätter entspräche. Ersteres enthält viel weniger Wasser als letzteres und schon deshalb ist das Trockengewicht der Kontrollblätter viel kleiner als das der Versuchsblätter. Die Differenz beider als Gewicht der aufgenommenen Zucker zu berechnen, ist gewiss unrichtig.

Nicht das Frischgewicht, sondern die Blattoberfläche muss als Vergleichskonstante benutzt werden; blosz dann kann festgestellt werden, wieviel Zucker aus den Lösungen ins Blattgewebe hineingedrungen ist. Weil Tollenaar die Oberfläche der Versuchs- und Kontrollblätter nicht bestimmte, sind seine Daten nicht dazu geeignet, deshalb habe ich einige derartige Versuche, bei welchen die Oberfläche als Vergleichskonstante benutzt wurde, angestellt. Die Versuche fanden statt bei 20—22° C., die Blätter waren vorher dadurch, dass man sie ins Dunkel stellte entstärkt. Die Kontrollhälften wurden beim Anfang der

---

[1]) Entweder die Versuchs- oder die Kontrollhälften können mit den Stielen in Wasser gestanden haben.

Versuche, nachdem die Oberfläche mittelst Blaudruckpapier bestimmt war (Vergleich die Arbeit M. C. Keulemans [1])) in kochendem Alkohol (96 %) getötet [2]). Die Versuchsblätter wurden 3 bis 4 Tage mit dem Blattstiel in Zuckerlösungen gestellt und dann nachdem die Mittelnerven abgeschnitten waren, in derselben Weise behandelt wie die Kontrollhälften. Die Zuckerbestimmungen geschahen mittelst der Methode Schoorls, die Inversion des Rohrzuckers und die der Maltose nach den Angaben Tollenaars l.c.; die Stärkebestimmungen fanden statt durch Hydrolyse der Stärke im Autoklaven, Kochen der abfiltrierten Lösung mit Salzsäure und Bestimmung des Kohlenhydrattotals nach Schoorl.

Versuchspflanze Nicotiana Tabacum.

Versuch 1. Dezember 1930 mit Topfpflanzen. Versuchshälften 3 Tage auf 14 % Glukose [3]).

Pro d.m.^{2} Versuchshälften	direkt red. Zucker	3.4	mg.
	Saccharose	1.4	mg.
	Stärke + Maltose	32.2	mg.
Pro d.m.^{2} Kontrollhälften	direkt red. Zucker	0.7	mg.
	Saccharose	0.6	mg.
	Stärke + Maltose	0.1	mg.

Versuch 2. Dezember 1930 mit Topfpflanzen. Versuchshälften 3 Tage auf 14 % Saccharose.

Pro d.m.^{2} Versuchshälften	direkt red. Zucker	5.5.	mg.
	Saccharose	5.0	mg.
	Stärke + Maltose	38.3	mg.

[1]) Keulemans M. C. Rec. des Travaux bot. néerlandais 1928.

[2]) Bei den meisten Versuchen wurde das Material jedoch durch schnelles Trocknen bei 105° C. getötet. Töten durch Alkohol hat den Nachteil, dass die Bestimmung des Trockengewichts Schwierigkeiten bietet.

[3]) Die Versuche fanden statt in einem Zimmer mit konstanter Temperatur von 21° C.

Pro d.m.^{2} Kontrollhälften	direkt red. Zucker	0.6	mg.
	Saccharose	0.7	mg.
	Stärke + Maltose	0.2	mg.

Pro d.m.^{2} also eine *Zunahme*:

	Beim Glukoseversuch	Saccharoseversuch
Direkt reduzierende Zucker ..	2.7 m.g.	4.9 m.g.
Saccharose	0.8 „	4.3 „
Stärke + Maltose	32.1 „	38.1 „
Kohlenhydrate total	35.6 „	47.3 „
Trockengewichtszunahme	29.0 „	41.0 „

In beiden Versuchen ist Zunahme des Trockengewichts pro d.m.^{2} zu konstatieren, diese ist jedoch kleiner als die der Kohlenhydrate, eine Tatsache, die gewiss der Atmung zuzuschreiben ist. Wie gross der Verlust durch die Atmung in diesen Umständen ist, konnte nicht bestimmt werden; jedenfalls ist von einer Umwandlung der Zucker in andere Stoffe hier gar nicht die Rede.

Im Sommer 1931 stellte ich noch einige Versuche in derselben Weise mit Freilandpflanzen an. Zuerst wurde festgestellt wie gross bei Blättern, die 4 Tage im Dunkeln auf Wasser standen, die Abnahme des Trockengewichtes durch die Atmung war.

Pro d.m.^{2} nahm das Trockengewicht von 0.314 g. ab bis 0.264 g., also mit 50 m.g. Die Atmung wird jedoch bei diesen, Kohlenhydrate enthaltenden Blättern stärker sein als bei den Blättern, die schon einige Tage im Dunkeln auf Wasser gestanden haben und durch Atmung ihre Reservestoffe fast völlig verloren haben müssen.

Versuch 3. Juli 1931 mit Freilandpflanzen. Versuchshälften 4 Tage auf 14 % Glukose, im Dunkeln bei einer Temperatur von ± 20° C.

Pro d.m.^{2} Versuchshälften	direkt red. Zucker	46	m.g.
	Saccharose	15	m.g.
	Maltose	1	m.g.
	Stärke	35.6	m.g.
	Trockengewicht	446	m.g.

Pro d.m.[2] Kontrollhälften	direkt red. Zucker	3	m.g.
	Saccharose	5	m.g.
	Maltose	2.6	m.g.
	Stärke	0	m.g.
	Trockengewicht	368	m.g.

Versuch 4. Juli 1931 mit Freilandpflanzen. Versuchshälften 4 Tage auf 10 % Glukose, im Dunkeln bei einer Temperatur von ± 20° C.

Pro d.m.[2] Versuchshälften	direkt red. Zucker	48	m.g.
	Saccharose	5	m.g.
	Maltose	2	m.g.
	Stärke	47	m.g.
	Trockengewicht	430	m.g.
Pro d.m.[2] Kontrollhälften	direkt red. Zucker	19	m.g.
	Saccharose	4	m.g.
	Stärke + Maltose	21	m.g.
	Trockengewicht	385	m.g.

Pro d.m.[2] also eine *Zunahme* in einer Lösung von:

	14 % Glukose	10 % Glukose
direkt reduzierende Zucker	43 m.g.	29 m.g.
Saccharose	10 „	1 „
Stärke + Maltose	34 „	26 „
Kohlenhydrate total	87 „	56 „
Trockengewichtszunahme	78 „	45 „

Obschon eine völlige Entstärkung beim letzten Versuch nicht erreicht wurde, sind die Resultate doch dieselben; stets ist infolge der Atmung die totale Kohlenhydratzunahme grösser als die Trockengewichtszunahme auf die Einheit der Oberfläche berechnet. Dass blosz ein kleiner Teil der aufgenommenen Zucker als Kohlenhydrate zurückzufinden sei, wie Tollenaar behauptete, ist gewiss unrichtig. Bei allen Versuchen war eine deutliche Stärkebildung auf Kosten der Zucker zu beobachten und deshalb ist es eine zwingende Schlussfolgerung, dass in kurzer Zeit ein Permeieren der Zucker bis an die Plastiden erfolgt sein muss.

Stärkebildung auf Kosten des aufgenommenen Zuckers

kann ebenso gut in den weiszen, oder gelben, chlorophyllfreien Teilen der bunten Blätter stattfinden, das lehrten uns Versuche mit bunten Blattteilen von Barbaraea vulgaris, Pelargonium zonale, Nicotiana spec. und Coleus. Die Intensität der Stärkebildung stimmt in den grünen, entstärkten und in den gelben Blattpartien überein, zuweilen war jedoch in den konzentrierteren Lösungen (14 % Glukose) bei den grünen Teilen zwar Stärkebildung zu beobachten bei den gelben jedoch nicht. Dem Anschein nach hängt dies mit den kleineren osmotischen Werten bei den chlorophyllosen Zellen zusammen, denn wenn die Lösung zu konzentriert ist und Plasmolyse verursacht, fand ebensowenig wie bei den Versuchen Tollenaars Stärkebildung statt.

Wahrscheinlich liegt hier derselbe Fall, wie bei den Arbeiten Schroeders und Ahrns [1]) vor, die ja beim Abfall des Wassergehalts der Gewebe Stärkeabbau und Zuckerbildung konstatierten.

Das Gleichgewicht im physiologischen System Stärke $\rightleftarrows$ Zucker wird also von der Zuckerkonzentration und vom Wassergehalt beherrscht; dass auch die Temperatur dieses Gleichgewicht beeinflussen kann, ist schon aus den älteren Arbeiten Müller—Thurgaus [2]) über das Süszwerden der Kartoffel ersichtlich und ist später von Waterman [3]) weitgehend studiert worden. Sowohl bei Temperaturen unweit 0° C.; als zwischen 35 und 40° C. tritt Saccharosebildung auf Kosten der Stärke auf [4]).

[1]) Schroeder H. und Horn T. Das gegenseitige Mengenverhältniss der Kohlenhydrate im Laubblatt in seiner Abhängigkeit vom Wassergehalt. Biochem. Zeitschrift Bd. 130 1922.

Ahrns W. Weitere Untersuchungen über die Abhängigkeit des gegenseitigen Mengenverhältnisses der Kohlenhydrate im Laubblatt vom Wassergehalt. Botan. Archiv Bd. 5; 924.

[2]) Müller—Thurgau H. Landw. Jahrb. Bd. 11. 1882.

[3]) Waterman H. S. Chem. Weekblad. Bd. 11 & 12. 1914, 1915.

[4]) Für die Bedeutung des van 't Hoff—le Chatelier Prinzip siehe u.a. Münch Die Stoffbewegungen in der Pflanze.

Der Standpunkt einiger Forscher wie Iljins[1]) und Tollenaars[2]) ist, dass es sowohl stärkeabbauende als stärkesynthetisierende Enzyme gibt und die Umstände entweder die einen oder die andern in ihrer Wirkung fördern oder hemmen. Wasserverlust z.B. würde die Wirkung des spaltenden Enzyms begünstigen, die des synthetisierenden schädigen [3]).

Es kann möglich sein, dass dem so ist, aber eine gute Methodik scheint mir zu erheischen, blosz dann komplizierte Annahmen zu machen, wenn es sich ergibt, dass diese unvermeidlich sind. So lange man deshalb mit der Annahme eines einzigen Enzymkomplexes auskommen kann, dass eine chemische Reaktion entweder in einer Richtung oder in der entgegengesetzten, je nach Umständen fördert, scheint mir diese einfachere Annahme den Vorzug zu verdienen. Bei Enzymen wie Invertase und Lipase ist eine je nach Umständen spaltende oder synthetisierende Wirkung experimentell erwiesen worden, beschleunigt ja das Enzym das Erreichen eines Gleichgewichts, das durch das Gesetz von Guldberg—Waage beherrscht wird.

Hier bei der Bildung der Stärke, eines Stoffes, der nach den Untersuchungen von Lijnst Zwikker[4]), Samec[5]) u.a. viel komplizierter gebaut ist als man früher dachte, ist der experimentelle Beweis noch nicht geliefert worden; wahrscheinlich beteiligen sich mehrere Enzyme, von welchen jedes sowohl ab-wie aufbauen kann bei der Umsetzung Zucker $\leftrightarrows$ Stärke. In einer neulich erschienenen

[1]) Iljin W. S. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 61.

[2]) Tollenaar l.c.

[3]) Ueber den Einfluss des osmotischen Wertes auf das Gleichgewicht siehe auch A. Nathansohn Stoffwechsel der Pflanzen. Kap. 29.

[4]) Lijnst Zwikker J. J. Rec. des Trav. bot. néerl. 1921.

[5]) Samec M. Kolloidchemie der Stärke. Biochem. Zeitschr. Bd. 186, 195, 205.

Arbeit betrachtet van Klinkenberg[1]) gelöste Stärke als eine Gleichgewichtsmischung von zwei Komponenten verschiedener chemischer Konstruktion. Er nennt diese α und β Stärke weil erstere nur von der α Amylase zu α Maltose, letztere von der β Amylase zu β Maltose abgebaut wird.

Dass unter dem Einfluss diastatischer Enzymkomplexe das Gleichgewicht meistens in die stärke-abbauende Richtung verschoben wird und die Reaktion im Reagenzglase nicht sofort rückgängig gemacht werden kann, braucht uns deshalb nicht zu wundern. Ob die Stärkesynthese überhaupt je im Reagenzglase zu realisieren sei, ist bei dem komplizierten Bau der Stärke ja die Frage.

Im Gewebe wird bei Entwässerung das Gleichgewicht, wie wir oben sahen, ebenfalls in die abbauende Richtung verschoben und diese Aenderung kann durch Wasserzufuhr ebensowenig sogleich rückgängig gemacht werden; darauf stützen sich Iljin und ebenfalls Tollenaar bei ihrer Annahme zweier Enzymkomplexe. Es gibt jedoch Fälle, worin nach erneuter Wasserzufuhr die Stärkebildung bald wieder einsetzt. Versuche von Grünfeld [2]) mit in Zuckerlösungen (5 % Dextrose + 5 % Saccharose) gestellten, isolierten Maisendospermen ergaben eine erneute Stärkesynthese (Scutellum und Keim waren entfernt und durch Baumwolle ersetzt). Die durch Wasserverlust geschwächte Fähigkeit zur Synthese wird also mehr oder weniger schnell wieder hergestellt. Iljin konnte zwar in den Stomata von Ranunculus repens und Rumex confertus nach Welkung keine erneute Stärkebildung konstatieren, Strugger und Weber fanden jedoch bei Galium Mollugo bei geschlossenen Stomata Stärke in den Stomazellen und keine Stärke in den Nachbarzellen; bei geöffneten Stomata

[1]) van Klinkenberg G. A. Proc. Kon. Akad. v. Wetenschappen. 1931.

[2]) Grünfeld. Beih. bot. Centralblatt. 1926/1927.

war aber das Umgekehrte der Fall. Dem Anschein nach ist also hier die Bildung von Stärke aus Zucker ein reversibeler Prozess zu nennen; die Lokalisation beider Stoffe in verschiedenen Teilen des kolloiden Protoplasmamilieus kann jedoch die Frage verwischen.

Jedenfalls ist aus obenstehendem ersichtlich, dass die Stärkebildung im allgemeinen erfolgen wird, sobald die Zuckerkonzentration in den Zellen eine gewisse Höhe erreicht hat. Bei Pelargonium zonale habe ich [1]) diese Tatsache bei der Photosynthese in grünen Blättern konstatieren können, obengenannte Versuche mit weiszen, auf Zuckerlösungen stehenden Blättern schliessen sich dabei völlig an.

Vielleicht würde es in Bezug auf diesen Beobachtungen Einem Wunder nehmen, dass gelbbunte Teile eines Blattes an der Pflanze niemals Stärke enthalten; in den gelben Teilen kommt ja immer Zucker, meistenfalls Saccharose vor, wie früher l.c. von mir nachgewiesen wurde. Die Konzentration dieser Zucker ist jedoch niedrig; meistens fehlen die direkt reduzierenden Zucker und ist die Saccharosekonzentration niedriger als 3 %, auf Trockengewicht berechnet. Diese niedrige Konzentration ist m.E. in erster Linie Ursache des Ausbleibens der Stärkebildung und nicht wie T o l l e n a a r l.c. meint die Enzymumstände. Wäre letzteres der Fall, so würde nicht das Stehen dieser bunten Blätter auf hypertonischen Zuckerlösungen Stärkebildung hervorrufen. Eine Coleus Blumei Varietät, deren Blätter eine grüne Periferie und ein gelbrotes Zentrum besitzen, enthielt in den grünen Blattpartien z.B. pro d.m. 0,1 m.g. Saccharose, 0,7 m.g. Glukose und 30 m.g. Stärke; in den

[1]) Weevers Th. The first Carbohydrates that originate during the assimilation process. A physiological study with variegated leaves. Proc. Kon. Akad. v. Wetenschappen, Amsterdam 1923.

rotgelben Blattpartien dagegen 2,7 m.g. Saccharose, 3,1 m.g. Glukose und keine Stärke [1]).

Dass wie Tollenaar hervorhob, schon eine sehr kleine (0,01 %) Steigung der Zuckerkonzentration bei der Photosynthese ausreiche die Stärkebildung in Gang zu setzen, ist unrichtig. Tollenaar berechnet nach den Angaben Giltays [2]) das Total der bei der Assimilation entstehenden Kohlenhydrate auf die ganze im Blatt vorhandene Wasserquantität und vergisst, dass lokal in den Chloroplasten eine sehr viel höhere Konzentration erreicht sein wird, bevor die Stärkebildung einsetzt. Ein Beweis für seine Meinung, dass die Zucker keine bedeutende Rolle beim Kohlenstofftransport in der Pflanze spielen, ist also diesen Untersuchungen durchaus nicht zu entnehmen. Ebensowenig ist dies der Fall bei den Versuchen Tollenaars mit blosz teilweise beleuchteten grünen Blättern. Dass dann in den verdunkelten Partien keine Stärkebildung zu beobachten ist, kann in derselben Weise wie bei den bunten Blättern erklärt werden.

Kehren wir jetzt wieder zu unserm Hauptthema, der Zuckeraufnahme in die Zellen, zurück.

Bei obengenannten Versuchen mit entstärkten Blättern brauchten wir immer noch eine ziemlich lange Zeit, bevor Stärkebildung zu konstatieren ist; Hauptsache war wohl dabei, dass die Kutikula die Zuckerdiffusion weitgehend hemmt. Schneller geht die Stärkebildung auf Zuckerlösungen bei Fadenalgen wie Spirogyra vor sich. Im Dunkeln entstärkte Spirogyrazellen bilden auf 1 % Glukoselösungen

[1]) Diese Betrachtung gilt blosz für gelbe und grüne Blätter derselben Pflanzenart. Es ist ja bekannt, dass bei Zuckerpflanzen die Zuckerkonzentration im Gewebe viel höher sein muss als bei den Stärkepflanzen, bevor Stärkebildung erfolgen kann.

[2]) Giltay. E. Ann. du Jardin botanique de Buitenzorg Vol. 15, 1898.

innerhalb 20—25 Minuten mikrochemisch nachweisbare Stärke.

Vielleicht das beste Kriterium zum Messen der Schnelligkeit der Zuckerdiffusion liefert jedoch die Hefegärung.

Bringt man Bäckerhefe in Wasser, so ist die Gärkraft schwach und durch Zuckermangel klingt die Gärung bald ab; ist letztere praktisch null geworden, so tritt bei Hinzufügung einer Glukoselösung nach einigen z.B. 4 Minuten die erste Gärung durch Gasbildung klar zu Tage. Während dieser Zeit muss Zucker in die Hefezellen eingedrungen und dort vergoren sein, denn blosz im lebenden Protoplasten kann der Prozess stattfinden; der Zymasekomplex exosmiert ja nicht aus den Zellen, solange diese leben. Ueberdies muss die Kohlensäurebildung schon so lange stattgefunden haben, dass das Protoplasmamilieu mit CO^2 gesättigt ist, bevor die Gasbildung anfangen kann.

Bei Schätzung der im Gärröhrchen anwesenden Zahl Hefezellen durch mikroskopische Zählung der in einem bekannten Volum vorhandenen Zellenmenge und bei Berechnung der mittelbaren Oberfläche der Zellen aus gemessener Länge und Breite, wäre wenigstens annähernd die Totaloberfläche durch die der Zucker permeiert ist, zu bestimmen. Nach Messung der in einer bestimmten Zeit gebildeten Kohlensäurequantität, wäre es dann möglich die aequivalente Zuckermenge zu berechnen, die durch die Oberflächeeinheit in einer Minute diffundiert sein müsste.

Wie können nun obenstehende Resultate mit der angeblichen Zuckerunpermeabilität des lebenden Protoplasten in Einklang gebracht werden? Am einfachsten m.E. durch die Hypothese, dass zwar der Ektoplast für Zucker leidlich permeabel, der Tonoplast (die Vakuolewandung) jedoch, wenigstens in normalen Umständen fast völlig impermeabel ist.

Dass zwischen diesen beiden Protoplasmamembranen grosse Differenzen bestehen können, war schon vor fast 50 Jahren von Hugo de Vries [1]) aus seinen Ergebnissen geschlossen worden und neulich hat Höfler [2]) in seiner Arbeit über Kappenplasmolyse aufs Neue Beweise dafur liefern können, dass Ektoplast und Tonoplast in Bezug auf monovalente Kationen eine ungleiche Permeabilität besitzen. Dass Gleiches auch für die Zucker vorliegen könnte, ist fast nie hervorgehoben und noch weniger in physiologischen Betrachtungen über Stofftransport benutzt worden.

Obengenannte Versuche über die Stärkebildung einerseits und die Gärung anderseits, beide auf Kosten des eingedrungenen Zuckers, deuten blosz auf ein Permeieren in das Zytoplasma hin. Dagegen beruhen alle Belege für die Zuckerimpermeabilität des Protoplasten auf Plasmolyseversuche, das heiszt auf die Zuckerimpermeabilität des Tonoplasten, denn nicht die Aenderung des Zytoplastenvolums sondern in erster Linie die des Vakuolenvolums wird durch Plasmolyse ersichtbar [3]). Diese Betrachtung gilt ebensogut für die Deplasmolyseversuche; auch hier handelt es sich um die fast völlige Zuckerimpermeabilität des Tonoplasten, über eine eventuelle Permeabilität des Ektoplasten sagen diese Versuche nichts aus. Eben in der letzten Zeit mehren sich die Angaben, dass die Durchlässigkeit des Tonoplasten von der des Mesoplasmas und ebenfalls von der des Ektoplasmas verschieden ist (Vergleiche z.B. die Arbeit von Mrs. J. Q. Plowe Protoplasma Bd. 12). Sogar noch schärfer betonte K. Höfler in seinem [4])

[1]) Hugo de Vries. Plasmolytische Studien über den Wand der Vakuolen. Jahrb. f. wiss. Botanik 1885.

[2]) Höfler C. Ber. d.d. bot. Ges. 1929.

[3]) Die Aenderung des Zytoplastenvolums ist verhältnissmäszig klein. Vergl. H. Walter Jahrb. f. wiss. Botanik 1923.

[4]) Höfler C. Mikrochirurgische Versuche zum Hauptschichtproblem.

Vortrag auf der Botanikertagung in Münster 1931 diese Differenz.

Gibt es denn keine Versuche, die ein Eindringen der Zucker in die Vakuole beweisen könnten? Mikrochemische Lokalisation in den Vakuolen selbst ist nicht so leicht unzweideutig durchzuführen, beschränken wir uns also zunächst auf die Frage nach der Anatonose in Zuckerlösungen.

Leider liegen nur wenig experimentelle Arbeiten auf diesem Gebiete vor. Stärkepflanzen sind schwerlich als Objekte zu benutzen, denn hier wird, wie wir oben sahen, auf Kosten der in den Ektoplasten eingedrungenen Zucker schnell Stärke gebildet und die Zuckerkonzentration steigt nur unwesentlich, überdies kann hier die pro d.m.^{2} Blattoberfläche auftretende Steigung des Zuckergehaltes sich zum Teil auf die im Zytoplasma vorhandenen Zucker beziehen.

Besser geeignet für unsren Zweck wäre also das Studium dieser Frage bei einer Zuckerpflanze und zwar mit osmotischen Methoden.

In der neulich erschienenen Arbeit von Marianne Pinkhof[1]) wurde bei der Tulpe an diese Frage herangetreten; freilich war der Zweck dieser Arbeit nicht die Permeabilitätsfrage im allgemeinen, sondern das Studium der besondern Permeabilitätsverhältnisse bei den, die Umfallkrankheit zeigenden Tulpen.

Die Verfasserin konstatiert nach Einpressen einer 0,8 Mol. und 1,1 Mol. Glukoselösung eine starke Steigung des Og. Nebenbei tritt hier bei bestimmter Konzentration der eingepressten Zuckerlösung deutliche Stärkebildung auf, bei hypertonischen Konzentrationen dagegen weder Erhöhung des Og.[2]) noch Stärkebildung.

---

[1]) Pinkhof Marianne. Untersuchungen über die Umfallkrankheit der Tulpen. Rec. des Trav. botaniques néerlandais. Vol. 26. 1929.

[2]) Die Bestimmung des Og. geschah durch Plasmolyseversuche mittelst Calciumnitratlösungen.

Die Versuche dauerten jedoch 5 bis 14 Tage, während bei meinen Versuchen die Stärkebildung bei verdunkelten entstärkten Blättern schon nach 16 stündigem Stehen in Zuckerlösung von 10 % zu konstatieren war. Bei den auf Lösungen schwimmenden Stückchen war die Zeit nur 6 Stunden; es kann also ganz gut eine völlig andere Sachlage vorhanden sein; m.E. braucht hier von einem einfachen Hineinpermeieren des Zuckers durchaus nicht die Rede zu sein und kann Anatonose, durch Bildung gelöster Stoffe von Seiten des Tonoplasten vorliegen. Versuche mit einigen in 0,5 Mol. Zuckerlösungen gestellten Tulpenstielen ergaben eine deutliche Erhöhung des Og. wenigstens nach 6 bis 14 Tagen; hier trifft jedoch dieselbe Bemerkung zu.

Wichtig jedoch für eine Entscheidung in der Frage: Anatonose oder Diffusion? ist die neulich erschienene Arbeit Wildervancks [1]) mit Nitella. Mittelst der Methode Bargers [2]) bestimmte der Autor die Konzentration des Vakuolensaftes und konnte mit dem Mikrosaccharimeter van Iterson—Lutsenburg Maas ebenfalls die Konzentration der Saccharose in diesem Safte berechnen. Dabei zeigte es sich, dass bei gut gesunden Nitellas, die monatelang in 0,1 n. Rohrzuckerlösung verweilt hatten durchaus keine Saccharose in der Vakuole zu konstatieren war, obschon die Konzentration durch Anatonose deutlich vergrössert war. Befanden die Nitellas sich während mehrere Wochen in einer 0,2 n. Rohrzuckerlösung, so war eine sehr geringe Quantität Rohrzucker in der Vakuole zu konstatieren; eine Quantität, die jedoch blosz für 13 % der beobachteten Zunahme des osmotischen Wertes verantwortlich sein könnte. 87 % der Zunahme war also gewiss der Anatonose

[1]) Wildervanck L. A. Proc. Kon. Ak. van Wetenschappen. Amsterdam 1931.

[2]) Barger G. Handbuch der biolog. Arbeitsmethoden von Abderhalden.

zuzuschreiben; ob wie Verfasser meint, die Saccharose innerhalb der Vakuole durch ein einfaches Hineinpermeieren von der Aussenlösung her dorthin gekommen ist, scheint mir noch die Frage. Jedenfalls braucht dann dieses Permeieren des Zuckers eine ausserordentlich lange Zeit.

Es ist eben die Frage was eigentlich bei der Anatonose stattfindet; dem Anschein nach findet an der Innenseite des Tonoplasten eine Stoffabscheidung statt; sind nun diese Stoffe nicht dieselben als in der Aussenlösung vorhanden waren, so ist deutlich, dass von einem Permeieren dieser Stoffe nicht die Rede sein kann. Sind jedoch die an der Innenseite des Tonoplasten ausgeschiedenen Stoffe dieselben als in der Aussenlösung, so kann dennoch ebensogut ein sehr komplizierter Vorgang und gar kein einfaches Permeieren vorliegen. [1])

Bei den Untersuchungen Pinkhofs war es also unmöglich zu sagen, ob die Og. Erhöhung einer Diffusion oder einer Anatonose zu verdanken sei. Deutlich geht aber aus den Entwässerungsversuchen hervor, dass nach der Og. Erhöhung die Sachlage sich geändert hat. Bevor wir darauf zu sprechen kommen, muss etwas über die Zuckerexosmose aus lebenden Geweben gesagt werden.

Es liegt ja auf der Hand, dass wenn Zuckertransport durch Diffusion der Zucker im lebenden Blattparenchym stattfinden soll, ebensogut Exosmose als Endosmose des Zuckers eine unvermeidliche Annahme ist. Sonst müsste man die Hypothese Münchs [2]), nach welcher der Zuckertransport durch die Plasmodesmen stattfinden soll, akzeptieren und m.E. sind gegen diese Hypothese schwerwiegende Einwendungen zu machen:

1°. dass eine grosse Anzahl Plasmodesmen durchaus nicht immer überall im Blattparenchym vorliegt.

[1]) Dasselbe gilt für jede Zuckeranhäufung in der Vakuole.

[2]) Münch E. Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Jena 1930.

2°. dass es sehr die Frage ist, ob ein ausreichender Zuckertransport durch eine sehr grosse Zahl so extrem kleiner Oeffnungen möglich sei [1]).
Das Gleichnis des Zuckertransportes mit dem CO^2 Transport durch die Stomata, das Münch aufstellte, hinkt, weil es hier die Diffusion einer Lösung nicht die eines Gases betrifft.

3°. Bei der Zuckeraufnahme durch Spirogyra- und Hefezellen kann die Mitwirkung der Plasmodesmen durchaus nicht zu Hülfe gerufen werden; ebensowenig ist dies der Fall bei der Stärkebildung in den auf Zuckerlösungen schwimmenden Blättern.

Diese Zuckerexosmose ist noch stets eine streitige Sache. Auf der einen Seite stehen Hanstein [2]), Puriewitsch [3]), Grünfeld [4]), die Zuckerexosmose aus Maisendosperm konstatierten, auf der andern Seite Ramaer [5]) und Steward [6]), welche Autoren bei lebenden Zellen keine nennenswerte Erhöhung der Permeabilität für Zucker und Exosmose beobachten konnten.

Wächter [7]) war der erste, der bei Allium Cepa einen Og. Rückgang bei Wässerung der Schnitte konstatierte; einen Rückgang, der als Folge der Exosmose gedeutet werden könnte. Solch ein Og. Rückgang infolge der Wässerung darf aber ohne nähere Beweise nicht einer Exosmose aus der Vakuole zugeschrieben werden, umsomehr nicht weil man eben gar nicht weisz, welche Folgen diese Wäs-

[1]) Wenn die Behauptungen Jungers (Recherches sur les plasmodesmes chez les végétaux. Cellule 1930) zutreffen, so sind die Plasmodesmen nicht protoplasmatischer Natur.

[2]) Hanstein Flora 1894.

[3]) Puriewitsch Ber. d.d. bot. Ges. 1896.

[4]) Grünfeld Beih. z. bot. Centralblatt. Bd. 43. 1926.

[5]) Ramaer. Siehe die Arbeit von de Visser Smits. Rec. d. Trav. néerl. Bd. 23. 1926.

[6]) Steward. F. C. Prod. Leeds Phil. Soc. 1928.

[7]) Wächter W. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 41. 1905.

serung an sich an den Plasmagrenzschichten herbeirufen könnte [1].

Frl. Pinkhof konnte bei normalen Tulpenstengeln keine Og. Abnahme bei beobachten, dagegen eine deutliche Og. Erniedrigung bei Wässerung der Gewebe, deren Og. vorher durch Stellen der Stengel in Zuckerlösung künstlich erhöht war. Dem Anschein nach hat sich dann der Zustand an der Zytoplasmagrenzschicht völlig geändert und liegt die Möglichkeit vor, dass so bald das Zytoplasma eine bedeutende Zuckerquantität enthält, diese nach aussen exosmieren kann, während dies bei Zuckerlösungen in der Vakuole nicht der Fall war. Wächter [2]) konstatierte ja auch, dass beim Herabfallen auf eine gewisse Innenkonzentration die Exosmose zum Stillstand kommt.

In diesen Fällen liegt also ein leichtes Permeieren der Zucker durch den Ektoplasten vor, dagegen eine in normalen Umständen fast völlige Zuckerimpermeabilität des Tonoplasten. Bei Annahme dieser Differenz der Protoplasmagrenzschichten werden ja auch die Schwierigkeiten eines Zuckertransportes im Parenchymgewebe grössenteils gehoben; der Transport soll dann den Vakuolen entlang gehen. Dass die Protoplasmaströmung diesen Transport beschleunige, ist nach der Arbeit von A. C. A. Kok [3]) nicht wahrscheinlich, wir müssen jedoch bedenken, dass es blosz kleine Abstände betrifft und dass die Diffusion über kurze Strecken nicht so langsam stattfindet.

Auf die Frage nach den Triebkräften bei diesem Transport will ich jetzt nicht eingehen; es muss jedoch hervorgehoben werden, dass schon die Lokalisation der Kohlenhydrate im bunten Blatte uns belehren kann, dass die Richtung des Zuckertransportes völlig von dem Konzentrationsabfall

[1]) Vergleich Fitting Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 59. 1920.

[2]) Wächter W. l.c.

[3]) Kok Ali C. A. Proc. Kon. Akad. v. Wetenschappen. Amsterdam Vol. 34.

d.h. von der Ableitung nach dem Blattnervensystem beherrscht wird [1]).

Auf der Frage ob neben der Diffusion auch Druckströmung durch die Plasmodesmen stattfinde, kann ich hier nicht weiter eingehen, das würde zu einer kritischen Betrachtung der vielumfassenden Arbeit Münchs führen, einer Betrachtung, die den Rahmen dieser Mitteilung überschreiten würde. Münch lässt die Möglichkeit, dass neben der Druckströmung durch die Plasmodesmen auch Diffusion eine Rolle beim Zuckertransport im Blattparenchym spiele, offen und auch m.E. brauchen wir noch viele experimentelle Forschungen auf diesem Gebiet bevor eine Entscheidung in dieser Frage getroffen werden kann. Der Zweck obenstehender Erörterung war jedoch hervorzuheben, dass beim Blattparenchym ohne Druckströmung durch die Plasmodesmen die Diffusion zum genügenden Zuckertransport ausreichen kann. Dass auch die Zellwandung für Zucker weniger permeabel sei als für Ionen [2]) mag richtig sein; die Zuckerpermeabilität der Zellwandungen, wenigstens der nicht kutinisierten, ist nach obenstehendem jedoch gross genug um eine Zuckeraufnahme in das Parenchym und Transport von der einen nach der anderen Zelle zu ermöglichen.

ZUSAMMENFASSUNG.

Aus hypertonischen Zuckerlösungen nimmt das Blattgewebe schnell und leicht die verschiedenen Zucker auf, aus welcher Tatsache auf eine gute Permeabilität für Zucker geschlossen werden muss.

Die Zucker werden bei Stärkepflanzen grösstenteils schnell zu Stärke verarbeitet, die Annahme Tollenaars,

[1]) Vergl. Mason and Maskell. Annals of Botany. 1928 und 1929.

[2]) Vergl. die Arbeit Höflers l.c. auf diesem Gebiete.

dass Stoffe wie organische Säuren oder Gerbstoffe sofort in grosser Quantität aus diesem Zucker gebildet werden, beruht auf einem Irrtum, ist nämlich das Resultat der Benutzung einer fehlerhaften Bezugskonstante. Das Frischgewicht ist nml. als Bezugskonstante ungeeignet, jedenfalls in diesen Umständen.

Die Schnelligkeit mit welcher Hefezellen Zucker aufnehmen ist sehr grosz, wie aus dem schnellen Einsetzen der Gärung bei Zuckerzufuhr an die durch Zuckermangel nicht mehr gärende Hefe gefolgert wird.

Mit der angeblichen, den Plasmolyseversuchen entnommenen Annahme einer Zuckerimpermeabilität des Protoplasten, lässt sich dies durch die Hypothese, dass zwar der Ektoplast für Zucker permeabel, der Tonoplast wenigstens in normalen Umständen jedoch sehr wenig permeabel sei, vereinigen. Aus der Tatsache, dass in hypertonischen Zuckerlösungen keine Deplasmolyse erfolgt, ist ja blosz auf die fast völlige Impermeabilität der Vakuolenhaut zu schlieszen. Ebenfalls lässt sich in dieser Weise das nicht Exosmieren der Zucker in dem einen, das wohl Exosmieren im andern Falle, durch die Anwesenheit der Zucker in der Vakuole im ersteren, im Zytoplasma sowie in der Vakuole im letzteren Fall erklären. Diese Differenzierung ist eben eine essentielle Eigentümlichkeit des kolloiden Systems des lebenden Protoplasten.

Bei Annahme dieser Differenz der Grenzschichten des Protoplasmas werden die Schwierigkeiten eines Zuckertransportes im Parenchymgewebe grösstenteils gehoben; der Transport kann den Vakuolen entlang gehen und wird vom Konzentrationsabfall beherrscht. Die Plasmodesmen beim Zuckertransport von der einem lebenden Parenchymzelle zur andern zu Hülfe zu rufen, wie M ü n c h getan hat, liefert viele Beschwerden, überdies ist diese Annahme unmöglich, wo es die Zuckeraufnahme isolierter Zellen, wie Hefe- und Algenzellen, betrifft.

Sowohl grüne wie gelbbunte Blattpartien sind im Dunkeln zur Stärkebildung aus Zuckerlösungen befähigt; dass die gelbbunten Teile an der Pflanze niemals Stärke bilden, ist die Folge einer zu niedrigen Zuckerkonzentration in diesen Zellen; blosz in den Stomazellen sind die Umstände zur Stärkesynthese meistenfalls geeignet.

Es liegt keine Veranlassung vor, zwei Enzymkomplexen, einen zum Aufbau, einen zum Abbau der Stärke anzunehmen; die Vorstellung, dass ein Enzymkomplex je nach Umständen die Reaktion in der einen oder in der andern Richtung fördert, liegt viel mehr auf der Hand.